

**БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ  
(AGAMIDAE, SAURIA, REPTILIA)**

**Н.Б. Ананьева<sup>1</sup>, Т.Н. Дуйсебаева<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Зоологический институт РАН  
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1  
E-mail: azemiops@zin.ru

<sup>2</sup> Институт зоологии МОН РК  
Казахстан, 050060, Алматы, пр. Аль-Фараби, 93

Поступила в редакцию 15.03.2007 г.

**ВВЕДЕНИЕ**

Кожные покровы чешуйчатых пресмыкающихся, как и рептилий в целом, до недавнего времени традиционно считались лишенными желез, что объяснялось их сильным ороговением. Однако исследования последних десятилетий показали, что различные по своей структуре и топографии образования, связанные с видоизмененными чешуями, распространены в разных группах ящериц довольно широко (Соколов и др., 1994). Хотя первые представления о железистой природе эпидермальных органов ящериц были сформированы достаточно давно (Tölg, 1905), только во второй половине двадцатого столетия на них было обращено серьезное внимание исследователей. Так, было убедительно показано, что так называемые «бедренные поры», впервые описанные еще К. Линнеем и традиционно используемые в таксономии многих групп ящериц, имеют железистую природу, а голокρινные секреторные структуры широко распространены в эпидермисе ящериц (Cole, 1966; Maderson, 1964, 1967, 1972; Maderson, Chiu, 1970; Kluge, 1983; Wyk van, Mouton, 1992; Dujsebajeva, 1998).

У ящериц семейства Agamidae развиты туловищные железы двух типов: так называемые «генеративные» (мозолистые, или каллозные железы) и преанальные, располагающиеся в задне-брюшной и бедренной областях. Последние открываются в виде пор и формируются в эмбриогенезе путем инвагинации эпидермиса (Соколов и др., 1994; Maderson, Chiu, 1970) (рис. 1, из Tölg, 1905). Подобное разнообразие железистых структур известно среди чешуйчатых пресмыкающихся лишь для *Iguania* и *Gekkota*. Изучение морфологии и развития желез в онтогенезе (в которое наиболее значительный вклад внес П. Мадерсон), позволило предположить, что преанальные железы, по крайней мере, у гекконов, ведут свое происхождение от менее специализированных генеративных желез (Maderson, Chiu, 1970). Отметим, что структурная и функциональная классификация этих образований у ящериц до настоящего времени разработана недостаточно хорошо, а в существующих схемах допущены некоторые ошибки, связанные с тем, что под одним и тем же названием понимаются разные структуры (Jullien, Renous-Lecuru, 1973). В англоязычной литературе их называют «true femoral and preanal pores», «follicular glands» или «follicular femoral glands», чтобы избежать терминологической путаницы, по-

скольку мозолистые чешуи, или каллозные железы («callose pore-like swellings») также расположены в преанальной области (Tölg, 1905; Cole, 1966; Baig, Böhme, 1991; Dujsebajeva, 1998). Классификации таких структур, как известно, нередко основаны на топографическом положении желез.

Преанальные железы (или «настоящие» бедренные и преанальные поры), характерные для ящериц целого ряда семейств (Gekkonidae, Lacertidae, Iguanidae), отсутствуют у большинства видов агамовых ящериц (Соколов и др., 1994). Они развиты у представителей четырех из шести подсемейств агамовых ящериц: Uromastycinae, Leiolepidinae, Hydrosaurinae и Amphibolurinae (за исключением двух родов, *Chelosania* и *Moloch*), которые по видовому богатству значительно уступают подсемействам Agaminae и Draconinae.

Сравнительный анализ развития настоящих бедренных и преанальных пор в разных группах агамовых ящериц ранее не проводился, возможно, в связи с тем, что они отсутствуют у большинства видов, образующих наиболее обширные и широко распространенные подсемейства Agaminae и Draconinae. В связи с этим мы сочли полезным представить в настоящей статье описание их структуры и распространения в различных таксономических группах и эволюционных линиях агамовых ящериц.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе были использованы материалы (более 400 экземпляров) из коллекций Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), зоологических музеев США (Музей естественной истории Филда, Национальный музей естественной истории Смитсоnian), Австралии (Австралийский музей), Канады (Королевский музей Онтарио), Германии (Гамбургский зоологический музей, Зоологический музей университета им. А. Гумбольдта) и Японии (Тропический биосферный научный центр, Университет Рю Кю). Преанальные железы исследовались под бинокуляром и с помощью электронного сканирующего микроскопа с использованием стандартной процедуры (Ананьева, 1978). Полученные конкретные данные по количеству бедренных пор и дополненные сведениями из литературных источников представлены в табл. 1 и 2.

**Таблица 1**

Сравнительные данные о количестве преанальных и бедренных пор у австралийских агам подсемейства Amphiboluridae

Вид	Количество бедренных и преанальных пор	Источник
1	2	3
<i>Caimanops amphiboluroides</i>	Бедренные поры не развиты 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 2 мелкие преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983 Cogger, 1992 Наши данные
<i>Chlamydosaurus kingii</i>	4 – 7 бедренных пор и 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 3 – 8 бедренных и 1 – 2 преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983 Rooij de, 1915 наши данные
<i>Ctenophorus decresii</i>	35 – 50 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Ctenophorus caudicinctus</i>	11 – 20 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 22 – 42 преанальные и бедренные поры	Storr et al., 1983 Cogger, 1992

БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ

Продолжение табл. 1

1	2	3
<i>Ctenophorus clayi</i>	1 – 2 бедренные и 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 4 – 10 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus cristatus</i>	22 – 32 бедренные и преанальные поры	Storr et al., 1983
<i>Ctenophorus femoralis</i>	9 – 16 бедренных и преанальных пор с каждой стороны 18 – 32 преанальные и бедренные поры	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus gibba</i>	26 – 35 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Ctenophorus fordii</i>	16 – 21 преанальная и бедренная пора с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Ctenophorus inermis</i>	6 – 17 преанальных и бедренных пор с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Ctenophorus isolepis</i>	21 – 34 бедренные и преанальные поры с каждой стороны 40 – 70 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus maculatus</i>	19 – 29 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 35 – 60 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus maculosus</i>	12 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Ctenophorus mckenziei</i>	18 – 24 преанальные и бедренные поры с каждой стороны 48 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus nuchalis</i>	12 – 35 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Ctenophorus ornatus</i>	22 – 34 преанальные и бедренные поры с каждой стороны 40 – 66 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus pictus</i>	18 – 24 преанальные и бедренные поры с каждой стороны 32 – 45 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus reticulatus</i>	15 – 28 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 31 – 55 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus rubens</i>	25 – 36 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983
<i>Ctenophorus rufescens</i>	26 – 31 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 50 – 60 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus salinarum</i>	18 – 28 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 36 – 56 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus scutulatus</i>	18 – 29 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 40 – 60 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Ctenophorus yinnietharra</i>	20 – 25 преанальных и бедренных пор с каждой стороны 40 – 50 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora albilabris</i>	0 – 2 бедренные поры; 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 2 – 6 преанальных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora arnhemica</i>	1 бедренная и 2 преанальные поры (редко 1 или 3) с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Diporiphora bennettii</i>	Бедренные поры не развиты 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 1 бедренная пора с каждой стороны у популяций Северной территории	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora bilineata</i>	2 преанальные поры с каждой стороны, редко заметны и у самок	Cogger, 1992
<i>Diporiphora convergens</i>	Бедренные и преанальные поры не развиты	Storr et al., 1983
<i>Diporiphora lalliae</i>	Бедренные поры не развиты; 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 2 – 6 преанальных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora magna</i>	Бедренные поры не развиты; 1 – 3 преанальные поры с каждой стороны 2 – 6 преанальных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992

## Окончание табл. 1

1	2	3
<i>Diporiphora pindan</i>	Бедренные поры не развиты; 0 – 3 преанальные поры с каждой стороны 0 – 6 преанальных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora reginae</i>	1 бедренная и 2 преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Diporiphora superba</i>	Бедренные поры не развиты; 2 преанальные поры с каждой стороны 4 преанальные поры	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora valens</i>	Бедренные поры не развиты; 0 – 2 преанальные поры с каждой стороны 0 – 4 преанальные поры	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Diporiphora winneckeii</i>	Бедренные поры не развиты; 0 – 3 преанальные поры с каждой стороны Обычно бедренные поры не развиты	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Gemmatophora gilberti</i>	1 – 4 бедренные поры; 1 – 3 преанальные поры	Storr et al., 1983
<i>Gemmatophora longirostris</i>	4 – 11 бедренных пор; 1 – 4 преанальные поры (обычно 2 или 3)	Storr et al., 1983
<i>Gemmatophora muricata</i>	2 – 5 бедренные поры (чаще 3 или 4); 2 – 6 преанальных пор с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Gemmatophora temporalis</i>	1 – 3 бедренные поры; 0 – 2 преанальные поры (обычно 1) с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Moloch chelosania</i>	Бедренные и преанальные поры не развиты	Cogger, 1992
<i>Pogona barbata</i>	10 – 30 преанальных и бедренных пор с каждой стороны	Cogger, 1992
<i>Pogona microlepidota</i>	3 – 5 бедренных пор; 2 – 3 преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Pogona minor</i>	2 – 7 бедренных пор; 1 – 4 преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Pogona nullarbor</i>	3 – 5 бедренных пор; 2 – 3 преанальные поры с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Tympanocryptis adelaidensis</i>	6 – 10 бедренных пор у самцов; очень мелкие или не развиты у самок; 2 – 5 преанальных пор у самцов с каждой стороны 18 – 34 преанальных и бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis aurita</i>	0 – 6 бедренных пор; 0 – 3 преанальных пор с каждой стороны	Storr et al., 1983
<i>Tympanocryptis bulteri</i>	Поры развиты только у самцов – 5 – 8 бедренных пор и 2 – 3 преанальные поры	Storr et al., 1983
<i>Tympanocryptis cephal</i>	Бедренные поры не развиты; обычно 1 преанальная пора с каждой стороны По одной преанальной поре с каждой стороны только у самцов	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis diemensis</i>	12 – 24 преанальные и бедренные поры	Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis intima</i>	По одной преанальной поре с каждой стороны только у самцов	Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis lineata</i>	Обычно бедренные поры не развиты (очень редко 1) с каждой стороны	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis parviceps</i>	Поры только у самцов; 9 – 12 бедренных пор; 4 – 5 преанальных пор с каждой стороны 8 – 10 преанальных и 16 – 25 бедренных пор	Storr et al., 1983 Cogger, 1992
<i>Tympanocryptis uniformis</i>	По одной преанальной поре с каждой стороны только у самцов	Cogger, 1992
<i>Amphibolurus muricatus</i>	10 – 20 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Amphibolurus norrisi</i>	8 – 20 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Cryptagama aurita</i>	10 – 18 бедренных и преанальных пор	Cogger, 1992
<i>Lophognathus gilberti</i>	8 – 16 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992
<i>Lophognathus longirostris</i>	14 – 22 преанальные и бедренные поры	Cogger, 1992
<i>Lophognathus temporalis</i>	8 – 12 преанальных и бедренных пор	Cogger, 1992

## БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ

**Таблица 2**

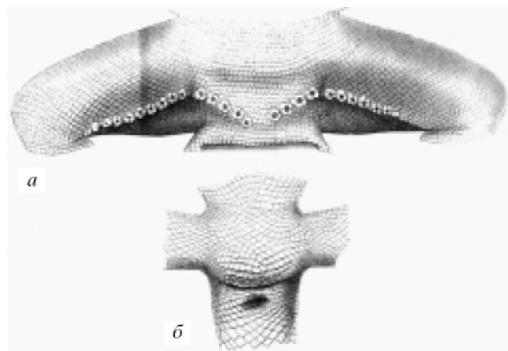
Сравнительные данные о количестве бедренных и преанальных пор агамовых ящериц подсемейств *Leiolepidinae*, *Uromastycinae*, *Hydrosaurinae*

Вид	Количество бедренных и преанальных пор	Источник
<i>Leiolepis belliana</i>	13 – 20 с каждой стороны 14 – 21 с каждой стороны 13 – 20 с каждой стороны	Smith, 1935 Boulenger, 1885, Rooij de, 1915, Peters, 1971; наши данные
<i>Leiolepis ocellata</i>	13 – 17 с каждой стороны	Peters, 1971
<i>Leiolepis rubritaeniata</i>	15 – 19 с каждой стороны	Peters, 1971; наши данные
<i>Leiolepis reevesii</i>	12 – 18 с каждой стороны	Peters, 1971; наши данные
<i>Leiolepis peguensis</i>	16 – 24 с каждой стороны	Peters, 1971
<i>Leiolepis triploida</i>	17 – 21 с каждой стороны	Peters, 1971; наши данные
<i>Leiolepis guttata</i>	19 – 26 с каждой стороны 20 – 26 с каждой стороны	Smith, 1935 Peters, 1971; наши данные
<i>Uromastyx aegyptius</i>	15 – 20 с каждой стороны	Wilms, 1995; наши данные
<i>Uromastyx benti</i>	Бедренные и преанальные поры не отмечены	Wilms, 1995
<i>Uromastyx asmussi</i>	9 – 15 с каждой стороны 6 – 7 бедренных + 2 – 3 преанальные поры с каждой стороны 8 – 11 с каждой стороны	Smith, 1935 Boulenger, 1885; Wilms, 1995 Наши данные
<i>Uromastyx ocellatus</i>	14-15 с каждой стороны	Wilms, 1995
<i>Uromastyx ornatus</i>	9 – 10 бедренных +4 преанальные поры с каждой стороны 10 – 15 с каждой стороны	Boulenger, 1885 Wilms, 1995
<i>Uromastyx acanthinurus</i>	9 – 11 бедренных + 4 – 5 преанальных пор с каждой стороны 10 – 17 с каждой стороны	Boulenger, 1885 Wilms, 1995; наши данные
<i>Uromastyx microlepis</i>	15 – 20 с каждой стороны	Wilms, 1995; наши данные
<i>Uromastyx hardwickii</i>	12 – 18 с каждой стороны 9 – 11 бедренных и 5 – 6 преанальных пор с каждой стороны 12 – 20 с каждой стороны	Smith, 1935 Boulenger, 1885 Wilms, 1995; наши данные
<i>Uromastyx princeps</i>	Бедренные и преанальные поры не отмечены Развиты каллозные железы	Wilms, 1995
<i>Uromastyx philbyi</i> (or <i>U. ocellata philbyi</i> )	12 – 16 с каждой стороны	Wilms, 1995
<i>Uromastyx thomasi</i>	16 – 18 с каждой стороны; в задней части брюха, перед центральными преанально-феморальными порами находится небольшая группа каллозных желез	Wilms, 1995
<i>Uromastyx loricatus</i>	12 – 13 преанальных и 3 – 4 бедренные поры с каждой стороны	Wilms, 1995
<i>Hydrosaurus amboinensis</i>	7 – 16 бедренных пор с каждой стороны	Rooij de, 1915; наши данные
<i>Physignathis cocincinus</i>	4 – 8 с каждой стороны	Smith, 1935; наши данные
<i>Physignathis lesueurii</i>	16 – 22 бедренные поры с каждой стороны 12 – 22 бедренные поры с каждой стороны, каждая серия пор практически достигает области коленного сгиба	Boulenger, 1885 Rooij de, 1915 Cogger, 1992; наши данные

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Бедренные и преанальные железы могут иметь различную форму, размер и положение в чешуйчатом покрове (рис. 1, а). Их количество может варьировать у агамовых ящериц от 4 до 20 с каждой стороны, а сами железы открываются пора-

ми как между чешуями, так и внутри них, что имеет значение таксономического признака в классификации, в частности, австралийских агам (Storr et al., 1983; Greer, 1989). У последних бедренные и преанальные поры могут располагаться в середине увеличенной чешуи (как у *Gemmatophora longirostris*) или между двумя



**Рис. 1.** Железистые дериваты покровов агамовых ящериц по Телгу (Tölg, 1905): *a* – бедренные поры *Uromastix acanthinurus*, *б* – преанальные каллозные чешуи *Agama inermis*

отмечено в пределах этого подсемейства, в состав которого входит около 10 родов и 60 видов. У монотипических родов *Chelosania* и *Moloch* эти образования вообще не развиты. У представителей других родов ряды бедренных пор могут иметь разную длину, состоять из различного количества пор и иметь различное расположение и форму, образуя ломаные линии (см. рис. 2, *a*).

Особенно разнообразны топография и число преанальных и бедренных пор внутри рода *Stenophorus*. Железистые структуры, как правило, развиты только у самцов. Они могут быть расположены более (у *C. reticulatus*) или менее (у *C. nuchalis*) плотно, при этом их количество чаще превышает 25, но в некоторых случаях оно не достигает 15 (как у *C. clayi*). У видов с многочисленными порами эти образования могут располагаться в виде изогнутых или прямых рядов, простираясь до половины расстояния между анальным отверстием и сгибом коленного сустава или до самого этого сустава. Сами поры расположены в выемке или в задней части увеличенной чешуи или между четырьмя чешуями (см. рис. 2, *a*), передняя из которых обычно крупнее, чем остальные. У видов рода *Diporiphora* обычно развиты только преанальные (и редко две бедренные) поры, но иногда оба типа пор отсутствуют у обоих полов (см. табл. 1).

Для агамовых ящериц рода *Physignathus* характерно размещение пор только внутри чешуй (рис. 2, *б*; 3, *a*). Среди представителей австрало-новогвинейской клады вид *Physignathus cocincinus* рассматривается в качестве сестринской группы по отношению к собственно австрало-новогвинейским агамам. Ранее к роду *Physignathus* относили ряд австралийских видов (Smith, 1935). В настоящее время в его состав входят два вида: *P. cocincinus* и *P. lessueri*, хотя получены доказательства полифилии рода (Moody, 1993; Macey et al., 2000; Schulte et al., 2003). Последнее обстоятельство, в частности, используется в качестве подтверждения древней

или более чешуями (как у некоторых видов рода *Stenophorus*) (см. табл. 1, рис. 2, *a*). Преанальные железы могут быть развиты у самцов и самок, могут быть выражены только у самцов либо иметь меньшую выраженность у самок.

Топографическое положение и количество этих образований покровов в разных подсемействах выглядит следующим образом.

#### Подсемейство Amphibolurinae.

Как уже было сказано выше, максимальное разнообразие структуры, топографии и количества бедренных и преанальных желез (см. табл. 1)

БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ



*a*



*б*

**Рис. 2.** Бедренные поры агамовых ящериц: *a* – *Stenophorus caudicinctus*, *б* – *Physignathus cocincinus*

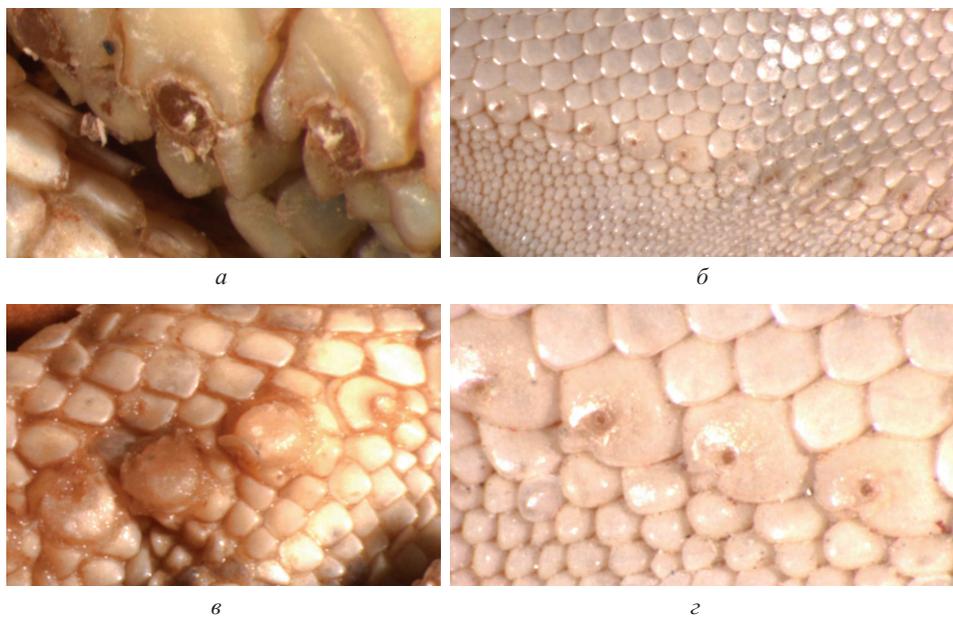


Рис. 3. Бедренные поры агамовых ящериц: а – *Physignathus cocincinus*, б – *Leiolepis belliana*, в – *Uromastix acanthinurus*, г – *Leiolepis belliana*

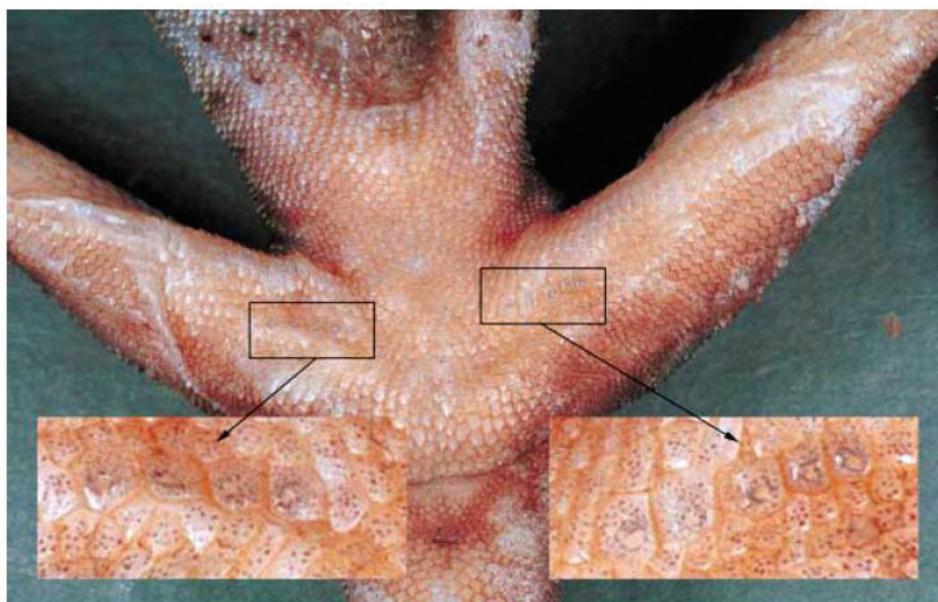


Рис. 4. Бедренные поры *Mantheyus phuwanensis*

## БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ

фрагментации таксонов ящериц по обеим сторонам линии Уоллеса (Schulte et al., 2003). По количеству и топографии бедренных пор виды также обнаруживают значительные различия: у *Ph. cocincinus* их 4 – 8 с каждой стороны, а у *Physignathis lesueurii* – 12 – 22 (см. табл. 2).

Подсемейство Leiolepidinae – агамы-бабочки. Бедренные поры развиты у всех видов рода и подсемейства. Количество бедренных пор у агамовых ящериц монотипического подсемейства Leiolepidinae довольно высоко и значительно варьирует (см. табл. 2), достигая нередко 26 с каждой стороны (рис. 3, б). Бедренные поры всегда расположены внутри чешуй (рис. 3, з).

Подсемейство Uromastycinae – шипохвосты. Количество бедренных и преанальных пор ящериц монотипического подсемейства Uromastycidae несколько ниже, чем у агам-бабочек (см. табл. 2). В целом, типы их топографии и количественного распределения выглядят в этом подсемействе относительно более вариabельными в сравнении с подсемейством Leiolepidinae. Особо примечателен тот факт, что среди шипохвостов вид *U. princeps* отличается отсутствием преанальных и бедренных пор и развитием каллозных чешуй. По данным Вилмса (Wilms, 1995), у оманского шипохвоста развиты оба типа желез (см. табл. 2). Таким образом, мы должны отметить развитие обоих типов кожных желез у ящериц рода *Uromastix* и в подсемействе Uromastycinae. Поры расположены между чешуями (рис. 3, в).

Подсемейство Hydrosaurinae. Бедренные поры развиты и представлены в количестве 7 – 16 с каждой стороны (см. табл. 2). Поры размещаются только внутри чешуй.

Подсемейство Draconinae. До самого последнего времени у ящериц данного подсемейства железы ни первого, ни второго типа не были отмечены. Впервые они были описаны (Manthey, Nabhitabhata, 1991) у агам, отнесенных авторами описания к роду *Ptyctolaemus* (*P. phuwuanensis*), а впоследствии выделенных в самостоятельный род *Mantheyus* (Ananjeva, Stuart, 2001) (рис. 4). У этих ящериц развиты по 3 – 6 бедренных пор с каждой стороны. Поры располагаются внутри одной чешуи.

Подсемейство Agaminae. Настоящие бедренные поры у видов данного подсемейства не развиты. У некоторых его видов, относящихся к родам *Agama*, *Trapelus*, *Acanthocercus* и *Laudakia*, образуются уникальные морфологические образования – эпидермальные голокринные мозолистые, или каллозные железы, в развитии которых отчетливо прослеживается половой диморфизм (см. рис. 1, б). Обычно они значительно лучше выражены у самцов и слабо различимы у неполовозрелых животных, а их развитие, как предполагается, находится под контролем андрогена (Harris, 1963; Baig, Böhme, 1991; Dujsebajeva, 1998). Отмечена возможная корреляция каллозных чешуй с дермальными папиллами, развитыми преимущественно на более крупных чешуях плеча, бедра, голени, хвоста и крупных теменных щитках головы у ящериц подсемейства, относящихся к родам *Laudakia* и *Acanthocercus* (Смирнова, 2003).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно современным данным, основанным на результатах морфологического и молекулярного анализа филогенетических взаимоотношений внутри семейств

ва агамовых ящериц, в его составе выделяются шесть подсемейств: Uromastycinae Theobald, 1868, с одним родом *Uromastyx*; Leiolepidinae Fitzinger, 1843, с одним родом *Leiolepis*; Amphibolurinae Wagler, 1830, со всеми австралийскими и новогвинейскими видами, а также *Physignathus cocincinus*; Hydrosaurinae Kaup, 1828, с одним родом *Hydrosaurus*; наиболее многочисленное и таксономически разнообразное южно-азиатское и юго-восточноазиатское подсемейство Draconinae Fitzinger, 1826, с индийскими и юго-восточноазиатскими родами агам, ведущих преимущественно древесный образ жизни, характеризующееся максимальным богатством родов; и, наконец, афро-западноазиатское подсемейство Agaminae Spix, 1825. Последнее представляет собой афро-азиатскую ветвь радиации семейства, включающую наземных пустынных и горных ящериц, количество родов которых далеко не столь разнообразно, как в южной и юго-восточной Азии (Ананьева, 2004; Macey et al., 2000 *a, b*).

Структурная характеристика бедренных пор используется при изучении филогенетических взаимоотношений внутри клады австралийских агам. Базальная дихотомия преанальных и бедренных пор имеет филогенетическое значение (Greer, 1989). Признано, что развитие бедренных пор является плезиоморфным признаком (Moody, 1980).

Проблема оценки полярности признака «расположение поры внутри- или между чешуями» достаточно сложна. Как мы видим (см. табл. 1, 2; рис. 1 – 4), в базальных эволюционных линиях (подсемейства Leiolepidinae и Uromastycinae) отмечены оба состояния – поры расположены как между чешуями (шипохвосты), так и внутри чешуй (агамы-бабочки). Для решения проблемы привлекаются данные по подсемейству Hydrosaurinae (поры внутри чешуй), а также рассматривается состояние этого признака в сестринской по отношению к амфиболуринам группе – у ящериц рода *Physignathus*, для которых характерно размещение пор также только внутри чешуй. На основании этого факта состояние – поры внутри чешуй (сходное с таковым у *Physignathus*) – принято рассматривать как примитивное (плезиоморфное), а поры, окруженные чешуями, как производное (апоморфное). Таким образом, плезиоморфное состояние у австралийских агам выражено у родов *Amphibolurus*, *Caimanops*, *Chlamydosaurus*, *Cryptagama* и *Diporiphora*, что соответствует примитивным чертам в состоянии других признаков (наличие lacrimale, 24 presacral vertebrae), тогда как состояние у родов *Tumpanocryptis*, *Stenophorus* и *Rankinia* апоморфное (Greer, 1989). Однако обнаружение бедренных пор у рода *Mantheyus* подсемейства Draconinae вызвало новые сомнения в этом утверждении.

Обзор известных данных по распределению различных типов рецепторов и туловищных желез среди разных эволюционных линий агамовых ящериц показывает, что, как правило, развитые бедренные и преанальные поры в базальных кладах агам встречаются совместно с линзообразными рецепторами, тогда как в более продвинутых подсемействах Draconinae и Agaminae у агам развиты рецепторы с волоском, а бедренные и преанальные поры до настоящего времени не отмечались (Scortecchi, 1941). У агам подсемейства Agaminae развиты покровные образования другого типа – каллозные железы. Недавнее описание бедренных пор у ящериц рода *Mantheyus* подсемейства Draconinae (Manthey, Nabhitabhata, 1991; Ananjeva,

Stuart, 2001) нарушило достаточно стройную схему распределения покровных образований в эволюционных линиях агамовых ящериц. Оказалось, что существуют агамовые ящерицы с уникальной комбинацией покровных признаков – волосообразными рецепторами и бедренными порами. Необходимо подчеркнуть, что положение рода *Mantheyus* в системе агамид само по себе довольно интересно. По результатам молекулярного анализа – это одна из базальных эволюционных линий юго-восточноазиатских агам подсемейства *Draconinae*, представляющая собой сестринскую группу по отношению ко всем остальным родам данного подсемейства (Schulte et al., 2004). Более детальное гистологическое исследование покровов и бедренных пор, возможно, даст дополнительные материалы для понимания происхождения и эволюции этих железистых образований.

### Благодарности

Авторы искренне благодарят Р. Ингеру, Х. Ворису (Музей Филда, Чикаго, США), Д. Зугу (Смитсоуниан, Вашингтон, США), Р. Гюнтер (Зоологический музей, Берлин, Германия), Аннемари Олер и Алан Дюбуа (Музей естественной истории, Париж, Франция), В. Беме (Музей А. Кенига, Бонн, Германия), Х. Ота (Тропический биосферный центр, Университет Рю Кю, Япония), Х. Коггеру и А. Гриру (Австралийский музей, Сидней, Австралия) за предоставление коллекционных материалов, послуживших основой для настоящей работы.

Работа подготовлена с использованием коллекции Зоологического института РАН (УФК ЗИН рег. № 2-20), контракт с Роснаукой №02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070).

*Исследования осуществлены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 05-04-48156а) и Программы Президента РФ по поддержке научных школ (НШ 4212.2006.4), а также программ по финансированию исследований Н.Б. Ананьевой в Германии, Франции, Австралии и Японии (Australian Museum visitorship – 1992; DFG – 1999, 2000; MNHN professorship in 2004 – 2005, Grant-in-Aid for Visiting Researchers to Tropical Biosphere Research Center, University of the Ryukyus-2001).*

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Б.* Электронномикроскопическое исследование кожных рецепторов методом растровой электронной микроскопии // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 7. С. 1106 – 1108.
- Ананьева Н.Б.* Филогения и биогеография агамовых ящериц (Agamidae, Lacertilia, Reptilia): обзор концепций и результатов молекулярных и морфологических исследований // Успехи совр. биол. 2004. Т. 124, вып. 1. С. 44 – 56.
- Смирнова Ю.А.* Дermalные папиллы в покровах горных кольцехвостых агам рода *Laudakia* (Sauria: Agamidae) // Современная герпетология. 2003. Т. 2. С. 124 – 137.
- Соколов В.Е., Котова Е.Л., Чернова О.Ф.* Кожные железы рептилий (Reptilia): Обзор исследований. М., 1994. 92 с.
- Ananjeva N.B., Stuart B.* The agamid lizard *Ptyctolaemus phuwuanensis* Manthey and Nabhitabhata, 1991 from Thailand and Laos represents a new genus // Rus. J. Herpetol. 2001. Vol. 8, № 3. P. 165 – 170.
- Baig Kh. J., Böhme W.* Callous scalation in female agamid lizards (*Stellio* group of *Agama*) and its functional implication // Bonn. Zool. Beitr. 1991. Vol. 42, № 3 – 4. P. 275 – 281.

- Boulenger G.A.* Catalogue of the lizards in the British Museum (Nat. Hist.). Vol. 1. Gekkonidae, Eublepharidae, Uroplatidae, Pygopodidae, Agamidae. L.: Taylor & Francis, 1985. 436 p.
- Cole C.I.* Femoral glands in lizards: a review // *Herpetologica*. 1966. Vol. 22, №3. P. 199 – 206.
- Cogger H.G.* Reptiles and amphibians of Australia. 5th Edition. Read International Books. Sydney, 1992. 775 p.
- Dujsebayaeva T.N.* The histology of callous scales of the males of Asian rock agamas, *Laudakia caucasia* and *Laudakia himalayana* (Reptilia: Agamidae) // *Rus. J. Herpetol.* 1998. Vol. 5, № 2. P. 160 – 164
- Greer A.E.* The biology and evolution of Australian lizards. Sydney: Surrey Beatty and Sons Pty Limited, 1989. 264 p.
- Harris V.A.* The anatomy of the rainbow lizard *Agama agama*. L.: Hutchinson and Co. Ltd, 1963. 104 p.
- Jullien R., Renous-Lecuru S.* Etude de la repartition des pores femoralux, anaux, preanaux et ventraux chez des Lacertiliens (Reptilia) // *Bul. Mus. Nat. Hist. Natur. Zool.* 1973. № 23. P. 247 – 252.
- Kluge A.G.* Epidermal gland evolution in gekkonid lizards // *J. Herpetol.* 1983. Vol. 17, № 1. P. 89 – 90.
- Macey J.R., Schulte J.A., Larson II., Ananjeva N., Wang Y., Pethiyagoda R., Rastegar-Pouyani N., Papenfuss T.* Evaluating Trans-Tethys Migration: An Example Using Acrodont Lizard Phylogenetics // *Syst. Biol.* 2000 a. Vol. 49, № 2. P. 233 – 256.
- Maderson P.F.A.* The skin of lizards and snakes // *Brit. J. of Herpetol.* 1964. Vol. 3, № 6. P. 151 – 154.
- Maderson P.F.A.* The histology and the excutcheon scales of Gonatodes (Gekkonidae) with a comment on the squamate sloughing cycle // *Copeia*. 1967. № 4. P. 743 – 752.
- Maderson P.F.A.* The structure and evolution of holocrine epidermal glands in sphaerodactyline and eublepharive gekkonid lizards // *Copeia*. 1972. № 3. P. 559 – 571.
- Maderson P.F.A., Chiu K.W.* Epidermal glands in gekkonid lizards: evolution and phylogeny // *Herpetologica*. 1970. Vol. 26. P. 233 – 238.
- Manthey U., Nabhitabhata J.* An agamid lizard, *Ptyctolaemus phuwuanensis* Manthey & Nabhitabhata 1991 (Sauria, Agamidae) from Northeast-Thailand // *Sauria*. 1991. Bd. 1, № 2. P. 3 – 6.
- Moody S.* Phylogenetic and historical biogeographic relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia, Lacertilia): Unpubl Ph. D. Diss. Univ. Michigan. Ann Arbor. 1980. 373 p.
- Moody S.* Wallace's line and the basal clades within the agamidae (Iguania, Lacertilia) or do morphologies and molecules clash // *Abstr. Sec. World Congress of Herp.* Adelaide, Australia, 1993. P. 173
- Peters G.* Die intragenerischen Gruppen und die Phylogenese der Schmetterlingsagamen (Agamidae: Leirolepis) // *Zool. Jb. Syst.* 1971. Bd. 98. S. 11 – 130.
- Rooij N. de.* The reptiles of the Indo-Australian Archipelago. 1. Lacertilia, Chelonia, Emydosauria. Brill. Leiden, 1915. 384 p.
- Schulte II. J.A., Melville J., Larson A.* Molecular phylogenetic evidence for ancient divergence of lizards taxa on either side of Wallace's line // *Proc. R. Soc. Lond. (B)*. 2003. Vol. 270. P. 597 – 603.
- Schulte J.A., Vindum J., Htun Win, Thin Thin, Kyi Soe Lwin, Awab Khwi Shein.* Phylogenetic relationships of the genus *Ptyctolaemus* (Squamata: Agamidae), with a description of a new species from the Chin Hills of western Myanmar // *Proc. Calif. Acad. Sc. Ser. 4*. 2004. Vol. 55, № 12. P. 227 – 247.
- Scortecci G.* Recettori degli agamidi // *Mem. Soc. Ital. Sci. Nat.* 1941. Vol. 10. P. 209 – 326.
- Smith M.A.* Reptilia and Amphibia. Vol. II. Sauria. The Fauna of British India including Ceylon and Burma. L., 1935. 440 p.
- Storr G.M., Smith L.A., Johnstone R.E.* Lizards of Western Australia II. Dragons and Monitors. Western Australian Museum. Belmont, Western Australia, 1983. 113 p.

## БЕДРЕННЫЕ ПОРЫ АГАМОВЫХ ЯЩЕРИЦ

*Tölg F.* Beiträge zur Kenntnis drüsenartiger Epidermoidalorgane der Eidechsen // Arb. Zool. Inst. Wien, 1905. Bd. 15. S. 119 – 154.

*Wilms T.* Dornschwänagamen. Lebensweise, Pflege und Zucht. Offenbach: Herpeton-Verlag, 1995. 130 p.

*Wyk J.H. van, Mouton N.F.* Glandular epidermal structures in cordylid lizards // *Amphibia-Reptilia*. 1992. Vol. 13, №1. P. 1 – 12.

## FEMORAL PORES OF AGAMID LIZARDS (AGAMIDAE, SAURIA, REPTILIA)

**N.B. Ananjeva<sup>1</sup>, T.N. Dujsebayaeva<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Department of Herpetology, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences  
Universitetskaya Nab. 1, Saint-Petersburg, 199034, Russia  
E-mail: azemiops@zin.ru*

<sup>2</sup> *Laboratory of Ornithology and Herpetology, Institute of Zoology, Ministry of Education and Sciences  
Al-Farabi Pr., 93, Almaty, 050060, Kazakhstan*

Comparative analysis of the development of femoral and preanal pores in different subfamilies of agamids is conducted. A review of the data on distribution of different types of integument structures (skin receptors, glands) in different evolutionary lineages shows that, as a rule, femoral and preanal pores are present in the integument together with lens-like receptors in basal clades of agamids. In more advanced subfamilies Draconinae and Agaminae lizards have sense organs with hairs and no femoral and preanal pores (except *Mantheyus* genus). The position of the lizards with femoral pores of the *Mantheyus* genus as sister group to other Draconinae is discussed.

**Key words:** agamid lizards, phylogeny, integument structures (femoral and preanal pores, skin receptors, callose glands).